

УДК 576.895.775:[599.598.2](479)

**ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ БЛОХ (SIPHONAPTERA) —
ПАРАЗИТОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА СТАВРОПОЛЬСКОЙ
ВОЗВЫШЕННОСТИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ**

© Б. К. Котти,^{1*} Л. А. Кот²

¹ Северо-Кавказский федеральный университет
ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009

² Ставропольский научно-исследовательский противочумный институт
ул. Советская, 13, Ставрополь

* E-mail: boris_kotti@mail.ru

Поступила 12.11.2016

На Ставропольской возвышенности обнаружено 55 видов блох — эктопаразитов 65 видов млекопитающих. Фауна данного региона составляет 87 % от видового состава фауны блох Предкавказья. Большинство видов блох широко распространены на Кавказском перешейке и в Восточном Средиземноморье. Среди них 14 видов блох являются полизональными, 14 — обитателями преимущественно лесостепи, 7 — лесостепи и степи, 12 — степи и полупустыни, 7 — полупустыни. Согласно палеогеографическим реконструкциям, Ставропольская возвышенность в плиоцене могла быть заселена видами блох, обитавшими в лесных ландшафтах Южной Европы, а также Передней и Малой Азии. В плейстоцене и голоцене продолжилось заселение Кавказского перешейка мезофильными видами блох из Южной Европы и полупустынными видами, распространенными в Южной Сибири и Туранской провинции.

Ключевые слова: блохи, млекопитающие, специфичность, распространение, палеонтология, фауна, Ставропольская возвышенность.

Ранее нами были проанализированы особенности видового разнообразия и паразито-хозяйинных связей блох Кавказа в целом (Котти, 2014), а также Предкавказья (Котти, 2016) и Большого Кавказа (Котти, 2015). Были рассмотрены и возможные пути формирования фауны блох Кавказа (Медведев, Котти, 2011, 2012). В настоящем сообщении приведены результаты многолетних исследований фауны блох Ставропольской возвышенности и прилегающих территорий.

Платообразная Ставропольская возвышенность расположена в центральной части Предкавказской равнины. На севере она граничит с Кумо-Манычской впадиной, на западе — с Азово-Кубанской, на востоке — с Терско-Кумской низменностями, а на юге — с Минераловодской равниной и лакколитами Пятигорья. На территории Ставропольской возвышенности представлены полупустынные, степные и лесостепные ландшафты

(Шальнев, Водопьянова, 2014). Рельеф Центрального Предкавказья формируют отдельные останцовые плато, высота которых достигает 831 м над ур. м. Разнообразие климата, растительности и рельефа создает предпосылки для формирования и обитания здесь богатой фауны млекопитающих и их паразитов — блох. Териофауна Ставропольской возвышенности насчитывает 90 видов (Хохлов, 2000; Тарасов, 2002; Тертышников и др., 2002). Кроме того, на ее территории обнаружены многочисленные останки млекопитающих различных периодов кайнозоя.

Палеогеографические реконструкции, палеонтологические находки и данные о современных ареалах видов блох позволяют выдвинуть ряд гипотетических предложений о путях и этапах формирования фауны блох Центрального Предкавказья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На Ставропольской возвышенности в течение прошлого века постоянно функционировал один из природных очагов чумы, а в настоящее время ее территория граничит с Прикаспийским песчаным очагом (Онищенко, Кутырев, 2004). Ввиду этого в различных местах региона проводились регулярные сборы блох. Они выполнялись главным образом сотрудниками противочумной системы СССР и России и работниками других учреждений Н. Н. Бакеевым, Е. А. Боковой, С. И. Гоменко, М. П. Григорьевым, О. Ю. Гудиевым, Н. Ф. Дарской, А. И. Дятловым, Р. В. Зуевым, А. Ф. М. П. Ильюхом, Н. П. Калмыковой, П. Н. Коржовым, Б. И. Левченко, О. М. Ляховой, А. М. Параваевым, А. В. Пилипенко, Д. В. Пилипчуком, М. Н. Подкладовым, П. А. Резником, В. А. Сашковой, М. Н. Сизоненко, О. И. Скалон, М. П. Тарасовым, В. А. Тельповым, Е. Н. Трегубовой, В. Х. Хе, Н. В. Чурсиновой, Л. И. Шапошниковой и К. Ю. Шкарлетом. Эти коллекционные материалы были дополнены собственными многолетними сборами, выполненными в период с 1978 по 2016 г. в различных районах Центрального Предкавказья. К настоящему времени имеются сведения о видовом составе блох в 30 пунктах исследований. В общей сложности нами была определена видовая принадлежность около 39 тыс. экз. блох, собранных с 10 тыс. млекопитающих и выбранных из 250 гнезд зверей.

Видовые названия млекопитающих ниже приведены по Павлинову и Лисовскому (2012). Сведения о распространении отдельных видов почерпнуты из ряда публикаций (Темботов, 1972; Темботов, Казаков, 1982; Соколов, Темботов, 1989; Баскевич и др., 2015). Материалы о палеонтологической истории млекопитающих фауны Кавказа взяты из ряда других литературных источников (Верещагин, Громов, 1954; Верещагин, 1959; Темботова, 1999; Тертышников и др., 2002). Классификация ареалов блох опубликована нами ранее (Кот, 2011).

ВИДОВОЙ СОСТАВ БЛОХ СТАВРОПОЛЬСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Согласно последним данным, на территории региона отмечено 55 видов блох из 27 родов, паразитирующих на млекопитающих 65 видов из 33 родов. Мы не включаем в число этих видов паразита серой крысы —

блоху *Xenopsylla cheopis* (Roths., 1903). Этот вид был обнаружен в Центральном Предкавказье более 70 лет назад (Рошковская, 1936) и в дальнейшем более не отмечался. Прочие виды блох подразделяются на 5 следующих групп.

1. Полизоональные виды. Эту группу составляют паразиты хищных *Pulex irritans* L., 1758, *Ctenocephalides felis* (Bouché, 1835), *C. canis* (Curtis, 1826), *Chaetopsylla globiceps* (Tasch., 1883); ежей — *Archaeopsylla erinacei* (Bouché, 1835); грызунов — *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc, 1800), *N. mokrzeckyi* (Wagn., 1916), *N. consimilis* (Wagn., 1898), *Amphipsylla rossica* Wagn., 1912, *Leptopsylla segnis* (Schönherr, 1811), а также летучих мышей — *Ischnopsyllus intermedius* (Roths., 1898), *I. elongatus* (Curtis, 1832), *I. obscurus* (Wagn., 1898), *Nycteridopsylla dictena* (Kol., 1856).

2. Виды преимущественно лесостепной зоны включают паразитов хищных — *Chaetopsylla trichosa* Kohaut, 1903; летучих мышей — *Ischnopsyllus octactenus* (Kol., 1856), *I. variabilis* (Wagn., 1898), *I. dolosus* Dampf, 1912, *N. eusarca* Dampf, 1908; грызунов — *Ceratophyllus sciuroirum* (Schrank, 1803), *Myoxopsylla jordani* Ioff et Argyropulo, 1934, *Megabothris turbidus* (Roths., 1909) (рис. 1), *Rhadinopsylla caucasica* Argyropulo, 1941; насекомоядных — *Hystrichopsylla talpae* Curtis, 1826, *H. satunini* Wagn., 1916, *Palaeopsylla alpestris* Argyropulo, 1946, *P. osetica* Ioff, 1953, *P. gromovi* Argyropulo, 1934.



Рис. 1. Распространение блох в ландшафтах лесостепной зоны на Ставропольской возвышенности и сопредельных территориях. *Megabothris turbidus*.

Штриховка — область распространения, черные кружки — места находок.

Fig. 1. Distribution of fleas in landscapes of the forest-steppe zone in the Stavropol' Plateau and adjacent territories. *Megabothris turbidus*.



Рис. 2. Распространение блох в ландшафтах лесостепной и степной зон на Ставропольской возвышенности и сопредельных территориях. *Ctenophthalmus proximus*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Distribution of fleas in landscapes of the forest-steppe and steppe zones in the Stavropol Plateau and adjacent territories. *Ctenophthalmus proximus*.

3. Виды лесостепной и степной зон включают паразитов хищных — *Paraceras melis* (Walker, 1856) и грызунов — *Ophthalmopsylla volgensis* (Wagn. et Ioff, 1926), *Mesopsylla hebes* J. et R., 1911, *L. taschenbergi* (Wagn., 1898), *Ctenophthalmus proximus* (Wagn., 1903) (рис. 2), *Ctenophthalmus golovi* Ioff et Tiflov, 1930, *C. wagneri* Tiflov, 1928, *C. spalacis* J. et R., 1911.

4. Блохи степных и полупустынных ландшафтов. На грызунах паразитируют *Xenopsylla magdalinae* Ioff, 1935, *Citellophilus tesquorum* (Wagn., 1898), *Oropsylla idahoensis* (Baker, 1898), *Frontopsylla semura* Wagn. et Ioff, 1926, *Neopsylla setosa* (Wagn., 1898), *Ctenophthalmus orientalis* (Wagn., 1898), *M. tuschkan* Wagn. et Ioff, 1926, *Ctenophthalmus acuminatus* Ioff et Argyropulo, 1954, *R. ucrainica* Wagn. et Argyropulo, 1934, *C. secundus* Wagn., 1916 (рис. 3), *Stenoponia ivanovi* Ioff et Tiflov, 1934; на насекомоядных — *Echidnophaga gallinacea* (Westwood, 1875).

5. Блохи полупустынных ландшафтов включают паразитов насекомоядных — *Leptopsylla algira* J. et R., 1911; хищных — *E. popovi* Ioff et Argyropulo, 1934; грызунов — *Coptopsylla bairamaliensis* Wagn., 1828, *Nosopsyllus laeviceps* Wagn., 1909 (рис. 4), *Ctenophthalmus gigantospalacis* Ioff, 1929, *R. acuminata* Ioff et Tiflov, *S. vlasovi* Ioff et Tiflov, 1934.



Рис. 3. Распространение блох в ландшафтах степной и полупустынной зон на Ставропольской возвышенности и сопредельных территориях. *Ctenophthalmus secundus*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 3. Distribution of fleas in landscapes of the steppe and semi-desert zones in the Stavropol Plateau and adjacent territories. *Ctenophthalmus secundus*.

ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ СТАВРОПОЛЬСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Согласно палеогеографическим данным, в эпоху верхнего миоцена, около 7 млн лет тому назад, образовался Кавказский п-ов. Таким образом, островная территория, ныне занимаемая Предкавказьем, получила постоянную сухопутную связь с континентом. Фауна верхнего миоцена была тропической (Беккер-Мегдисова, 1965; Габуня, 1973).

Плиоцен

5 млн лет назад в Центральном Предкавказье начинает формироваться современная фауна млекопитающих. В частности, в отложениях плиоценового периода, наряду с костными останками вымерших видов, обнаруживаются и останки представителей современных родов млекопитающих. Это, в частности, насекомоядные родов *Crocidura*, *Sorex* и *Talpa*, хищные родов *Canis*, *Vulpes* и *Ursus*, зайцеобразные рода *Ochotona*, грызуны родов *Cricetus*, *Clethrionomys* и *Mus* (Верещагин, 1954; Алексеева, Швырева, 1986; Тесаков, 2004; Тесаков, Письменская, 2005; Титов, 2008). Смена видового и родового составов фауны региона в плиоцене (начало этого про-



Рис. 4. Распространение блох в ландшафтах полупустынной зоны на Ставропольской возвышенности и сопредельных территориях. *Nosopsyllus laeviceps*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 4. Distribution of fleas in landscapes of the semi-desert zone in the Stavropol Plateau and adjacent territories. *Nosopsyllus laeviceps*.

цесса относят к концу палеогенового периода) отмечается и среди представителей других групп животных: наземных брюхоногих моллюсков, скорпионов, прямокрылых, жуков, сетчатокрылых и двукрылых насекомых (Исаков, и др., 1966; Стеклов, 1966).

В плиоцене получает свое развитие сухопутная связь Кавказского региона с Южной Европой, с одной стороны, и с Малой и Передней Азией, с другой. Теплый и влажный климат этого периода создает условия для обитания на Кавказе и в Предкавказье мезофильных видов, характерных для современной фауны млекопитающих (Верещагин, 1959) и их эктопаразитов — блох. Среди них следует указать, прежде всего, ряд кавказских эндемиков — паразитов насекомоядных. Это блохи *Palaeopsylla vartanovi*, *P. alpestris* и *P. caucasica*. Эти виды паразитируют на кротах. Вероятно, уже в эту эпоху могла появиться блоха *P. osetica*, являющаяся, вероятно, моноксенным паразитом кавказского крота *Talpa caucasica* Satunin.

В плиоцене на Кавказ мог проникнуть моноксенный паразит лесной сони *Dryomys nitedula* (Pall.) — блоха *Myoxopsylla jordani* с более широким южно-европейско-иранским ареалом.

Пример фрагментированного видового ареала можно обнаружить также у блохи *Stenophthalmus golovi* — паразита полевых родов *Microtus*, *Terricola*, *Alticola* и *Hyperacrius*. Этот вид, в частности, распространен кроме Кавказа также на Тянь-Шане и в Гималаях.

Среди блох — паразитов насекомоядных и грызунов, известных в Предкавказье и на Кавказе с плиоцена, следует отметить пары близких видов, имеющие весьма удаленные ареалы. В частности, паразитами полевков и кротов на Дальнем Востоке является *Hystrichopsylla (Hystroceras) microti*, а в Предкавказье близкий к нему вид — *H. (Hystroceras) satunini*. Аналогичный кавказско-дальневосточный разрыв между ареалами близких видов присущ паразитам ежей — блохам *Archaeopsylla erinacei* и *A. sinensis*.

Исходя из представлений об изначальном единстве или географическом соседстве ареалов указанных видов, можно предположить, что в плиоцене на территории Евразии существовала единая лесная зона. Она простиралась субширотно по горным системам Южной Палеарктики и вдоль них (Матюшкин, 1982).

Ископаемые останки летучих мышей известны на территории Кавказа начиная с плиоцена (Верещагин, 1959). Именно в эту эпоху в Предкавказье могла сформироваться современная фауна блох сем. *Ischnopsyllidae* — паразитов летучих мышей, которые приурочены преимущественно к лесным биотопам. Среди них следует отметить блох *Ischnopsyllus octactenus*, *I. elongatus*, *I. dolosus*, *I. variabilis* и *Nycteridopsylla eusarca*, которые паразитируют на большом подковоносе (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber), гигантской вечернице [*Nyctalus lasiopterus* (Schreber)], нетопырях рода *Pipistrellus*, позднем кожане (*Eptesicus serotinus* Schreber) и усатой ночнице [*Myotis mystacinus* (Kuhl)].

В плиоцене на территории Предкавказья сформировались также степные и луговые станции. Соответственно в эту эпоху здесь могли обитать обыкновенный (*Spalax microphthalmus* Guldenstaedt) и гигантский (*S. giganteus* Nehring) слепыши (Верещагин, 1959) и их видоспецифические паразиты — блохи *Ctenophthalmus spalacis* и *C. gigantospalacis*. Обитателями этих станций являются также степная мышь (*Sylvaemus fulvipectus* Ognev) и ее паразит — блоха *Nosopsyllus mokrzeckyi*, а также паразиты сравнительно сухолюбивых и теплолюбивых видов летучих мышей. Это блохи — *Ischnopsyllus obscurus*, *I. intermedius* и *N. dictena*, паразитирующие на остроухой ночнице [*Myotis blythi* (Tomes)], рыжей вечернице [*Nyctalus noctula* (Schreber)], нетопырях и двухцветном кожане (*Vespertilio murinus* L.).

Хищные Ставропольской возвышенности являются полизональными видами. Судя по ископаемым находкам представителей псовых (Canidae) и медвежьих (Ursidae), становление их современной фауны также происходило в плиоцене (Верещагин, 1959; Алексеева, Швырева, 1986). Их паразитами в регионе являются блохи *Pulex irritans*, *Chaetopsylla globiceps*, *C. trichosa* и *Paraceras melis*.

В плиоцене сформировались засушливые биотопы, что позволило обитателям степных и полупустынных ландшафтов восточного Средиземноморья и Передней Азии проникнуть на Кавказ. К таковым можно отнести паразита ушастого ежа — *Echidnophaga gallinacea* блоху землеройки-белозубки — *Leptopsylla algira*, паразита хомяка Радде [*Mesocricetus raddei* (Nehring)] — *Ctenophthalmus acuminatus*. Засушливые биотопы в регионе населяет общественная полевка (*Microtus socialis* Pallas) и ее паразиты — блохи *Ctenophthalmus secundus*, *Rhadinopsylla ucrainica* и *R. acuminata*.

На малого тушканчика (*Allactaga elater* Liichtenstein) из Туранской низменности могли вселиться блохи *Ophthalmopsylla volgensis* и *Mesopsylla tuschkan*.

Плейстоцен

2.5 млн—12 тыс. лет тому назад из Южной Европы на кавказский перешеек проникли такие мезофильные виды, как обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pallas) и обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* L.) (Верещагин, 1959). Вероятно, этим объясняется появление здесь их паразитов — блох *Megabothris turbidus*, *Nosopsyllus consimilis*, *Amphipsylla rossica*, *Ctenophthalmus wagneri* и *Hystrichopsylla talpae*. К европейско-азиатским степным видам, проникшим на Кавказ в плейстоцене, относится ряд видов. Это, в частности, малый суслик [*Spermophilus pygmaeus* (Pallas)] и его паразиты — блохи *Oropsylla idahoensis*, *Citellophilus tesquorum*, *Frontopsylla semura*, *Neopsylla setosa* и *C. orientalis*, обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pallas) и ее паразит — *Xenopsylla magdalinae*, а также паразит полевков — блоха *Stenoponia ivanovi*.

С мохноногим тушканчиком (*Dipus sagitta* Pallas), тарбаганчиком (*Alactagulus pygmaeus* Pallas), емуранчиком (*Scirtopoda telum* Lichtenstein) и большим тушканчиком (*Allactaga jaculus* Pallas) из Туранской низменности и степной зоны Евразии могла мигрировать блоха *Mesopsylla hebes*.

Голоцен

Последние 12 тыс. лет в Предкавказье с северо-востока идет вселение таких полупустынных туранских видов, как полуденная (*Meriones meridianus* Pallas) и тамарисковая (*M. tamariscinus* Pallas) песчанки и их паразиты — блохи *Nosopsyllus laeviceps*, *Coptopsylla bairamaliensis* и *Stenoponia vlasovi*. С северо-востока в регион распространился паразит хищных — блоха *Echidnophaga popovi*. Костные останки этих зверей, датируемые возрастом от 9 до 5 тыс. лет тому назад, были обнаружены в отложениях Восточного Предкавказья (Мялковский, 1983). Согласно другим данным (Варшавский и др., 1989), появление на Ставропольской возвышенности серой крысы [*Rattus norvegicus* (Berkenhout)] было обусловлено формированием оседлого населения человека в XVIII столетии. Это привело к появлению здесь блох *Xenopsylla cheopis* и *Nosopsyllus fasciatus*. Вероятно, с этого же времени здесь обитает также домовая мышь (*Mus musculus* L.) и ее блоха *Leptopsylla segnis*. Кроме того, обитателями этих мест стала домашняя собака (*Canis familiaris* L.) и ее паразит — блоха *Ctenocephalides canis*, а также домашняя кошка (*Felis catus* L.) и ее блоха *C. felis*.

Для ареалов ряда лесных видов мелких млекопитающих на юге европейской части России характерна дизъюнкция, возникшая в голоцене. В частности, ряд видов насекомоядных и грызунов не отмечается между средней полосой Восточно-Европейской равнины и Предкавказьем (Кузнецов и др., 2014). Аналогичный разрыв транспалеарктического ареала здесь отмечается у паразита лесной сони — блохи *Ceratophyllus (Monopsyllus) sciurorum*, а также европейско-туранского паразита лесных мышей (род *Sylvaemus*) — блохи *Leptopsylla taschenbergi*.

Однако на юге европейской части России и в Предкавказье отмечается не только дизъюнкции ареалов, но и викарирование видов. В частности, в европейской части России паразитом полевок (подсем. Arvicolinae) является блоха *Rhadinopsylla integella* J, а в Предкавказье и южнее — *R. caucasica*. На кротах рода *Talpa* к северу паразитирует блоха *Palaeopsylla minor*, а к югу — *P. alpestris*.

Соответственно на землеройках-бурозубках рода *Sorex* и куторах рода *Neomys* отмечается смена блохи *P. soricis* другим видом — блохой *P. grotnovi*, а на мышах рода *Sylvaemus* смена блохи *Ctenophthalmus agyrtes* — блохой *C. proximus*. Разрыв ареала подрода *Ctenophthalmus* прослеживается и западнее — вдоль Мраморного моря, проливов Босфор и Дарданеллы (Peus, 1977).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Ставропольской возвышенности известны многочисленные находки ископаемых млекопитающих, собраны обширные материалы, позволяющие судить о распространении видов блох и их хозяевах. Они позволяют отнести истоки формирования современной фауны блох к неогену и четвертичному периоду. Основу фауны блох Ставропольской возвышенности составили как мезофильные виды Европы и Сибири, так и ксерофильные виды, свойственные Туранской низменности и Передней Азии. Указанные пути формирования фауны указывают на особенности расположения Предкавказья между современной Бореальной областью Палеарктики и областью Древнего Средиземья (Крыжановский, 2002). Потомки древних представителей фауны плиоценового возраста не образуют в настоящее время самостоятельных фаунистических комплексов на отдельных территориях или группах хозяев в регионе. Они распространены повсеместно наряду с другими видами, появившимися в Центральном Предкавказье в более поздние эпохи.

Формирование природных очагов чумы происходило на разных континентах в конце миоцена—начале плиоцена (Дятлов и др., 2001). Исходя из предположения, что в Предкавказье такие резервуары чумы, как малый суслик и его блохи, появились в плейстоцене, а песчанки с их комплексом специфичных паразитов — в раннем или среднем голоцене, вероятно наличие здесь в то время природных очагов чумы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 11-04-00917-а и 14-04-01139).

Список литературы

- Алексеева Л. И., Швырева А. К. 1986. Косякинский карьер — кладовая верхнеплиоценовой териофауны. В кн.: Федоров П. В. (ред.). Континентальный верхний плиоцен Черноморско-Каспийской области. М.: Издательство ГАН СССР, 121—138.

- Баскевич М. И., Потапов С. Г., Хляп Л. А. 2015. Хромосомные и молекулярные исследования криптических видов подрода *Terricola* (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) в Кавказском регионе: анализ новых находок. Зоологический журнал. 94 (8): 963—971.
- Беккер-Мегдисова Е. Э. 1965. Третичные равнокрылые Ставрополя. М.: Наука. 118 с.
- Варшавский С. Н., Шилов М. Н., Голубев П. Д., Козакевич В. П. 1989. История ареала и расселение серой крысы в Предкавказье. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 94 (2): 33—39.
- Верещагин Н. К. 1954. К истории фауны позвоночных и развития ландшафтов Ставрополя в неогене. В кн.: Госданкер П. В. (ред.). Материалы по изучению Ставропольского края. Ставрополь: Ставропольское книжное изд-во. 6 : 169—176.
- Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Издательство АН СССР. 704 с.
- Верещагин Н. К., Громов, 1953. Прошлое фауны и флоры Ставрополя. Природа. 7: 103—104.
- Габуния Л. К. 1973. Беломечетская фауна ископаемых позвоночных. Тбилиси: Мецниереба. 138 с.
- Дятлов А. И., Антоненко А. Д., Грижебовский Г. М., Лабунец Н. Ф. 2001. Природная очаговость чумы на Кавказе. Ставрополь: Орфей. 345 с.
- Исаков Ю. А., Зимина Р. П., Панфилов Д. В. 1966. Животный мир. В кн.: Герасимов И. П. (ред.). Кавказ. М.: Наука. 256—304.
- Кот Л. А. 2011. Зоогеографическая характеристика блох фауны Центрального Предкавказья. В кн.: Иванов А. Л. (ред.). Биоразнообразие, биоресурсы, новые материалы и здоровье населения региона. Ставрополь: Издательство Ставропольского государственного университета. 16—19.
- Котти Б. К. 2014. Видовое разнообразие блох (Siphonaptera) Кавказа. Ставрополь: Издательство Северо-Кавказского федерального университета. 132 с.
- Котти Б. К. 2015. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц на Большом Кавказе. Паразитология. 49 (4): 289—303.
- Крыжановский О. Л. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК. 237 с.
- Кузнецов Г. В., Стахеев В. В., Григорьева О. О., Орлов В. Н. 2014. Роль географической и биотопической изоляции в формировании таксономического разнообразия млекопитающих. В кн.: Калашян М. Г. (ред.). Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа. Ереван: Издательство ООО «Спика». 218—222.
- Матющкин Е. Н. 1982. Региональная дифференциация лесной фауны Палеарктики в прошлом и настоящем. В кн.: Соколов И. А. (ред.). Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука. 59—80.
- Медведев С. Г., Котти Б. К. 2011. Пути формирования фауны блох (Siphonaptera) Кавказа. Паразитология. 45 (6): 470—487.
- Медведев С. Г., Котти Б. К. 2012. Паразито-хозяйинные связи и пути формирования фауны блох (Siphonaptera) Кавказа. Энтомологическое обозрение. 91 (4): 714—734.
- Мялковский В. А. 1983. К оценке видового состава и динамики фауны мелких млекопитающих Терско-Кумского междуречья в голоцене. В кн.: Соколов В. Е. (ред.). История и эволюция современной фауны грызунов (неоген—современность). М.: Наука. 237—255.
- Онищенко Г. Г., Кутырев В. В. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М.: Медицина. 192 с.
- Павлинов И. Я., Лисовский А. А. 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Товарищество научных изданий КМК. 604 с.
- Рошкowska О. А. 1936. К изучению крысиных блох города Ворошиловска и некоторых других районов Северо-Кавказского края. Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 15 (3—4): 424—429.

- Соколов В. Е., Темботова А. К. 1989. Млекопитающие Кавказа. Насекомоядные. М.: Наука. 547 с.
- Тарасов М. П. 2002. Определитель грызунов и зайцеобразных Северного Кавказа. Ставрополь: Издательство Ставропольского университета. 81 с.
- Темботова А. К. 1972. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик, Эльбрус. 245 с.
- Темботова А. К., Казаков Б. А. 1982. Позвоночные широтных зон и высотных поясов Северного Кавказа. В кн.: Темботов А. К. (ред.). Ресурсы живой фауны. Ростов: Издательство Ростовского университета. 2 : 37—102.
- Темботова Ф. А. 1999. Эколого-генетические группы насекомоядных (Insectivora, Mammalia) Кавказа. В кн.: Сигида С. И. (ред.). Проблемы развития биологии и химии на Северном Кавказе. Ставрополь: СГУ. 33—34.
- Тесаков А. С. 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена — эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука. 247 с.
- Тесаков А. С., Письменская Г. А. 2005. Новые данные по ископаемым млекопитающим из верхнеплиоценовых отложений Восточного Ставрополя. В кн.: Подобина В. М. (ред.). Эволюция жизни на Земле. Томск: Издательство Томского государственного университета. 309—314.
- Титов В. В. 2008. Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов-на-Дону: Издательство ЮНЦ РАН. 264 с.
- Шальнев В. А., Водопьянова Д. С. 2014. Современные ландшафты Ставропольского края. Ставрополь: Издательство СКФУ. 185 с.
- Peus F. 1977. Flöhe aus Anatolien und anderen Ländern des Nahen Ostens. Wien, Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. 111 S.

PATTERNS OF THE FORMATION OF THE FLEA FAUNA (SIPHONAPTERA) — PARSITES OF MAMMALS IN THE STAVROPOL PLATEAU AND ADJACENT TERRITORIES

B. K. Kotti, L. A. Kot

Key words: fleas, mammals, birds, host specificity, distribution, Stavropol Plateau.

SUMMARY

Stavropol Plateau is situated in the central part of Ciscaucasia. In this area, 56 species of 27 flea genera parasitizing 65 mammals of 33 genera were found. They are represented by species having wide distribution in the Caucasian Isthmus and also in eastern Mediterranean. Three periods in flea fauna formation in the Stavropol Plateau can be distinguished. The first occurred in Pliocene, when southern European forest species appeared. Besides, species with ranges covering Middle East, Asia Minor, and Turan Lowland appeared in this regional fauna. Later, in the Pleistocene and Holocene, other mesophilic species from Southern Europe, together with European-Asiatic steppe and Turanian semi-desert species penetrated into the Caucasian Isthmus. By peculiarities of the distribution in the examined territory, several groups of flea species can be distinguished: widespread flea species; species spread mainly in the forest-steppe zone; fleas species spread in the forest-steppe and steppe zones; fleas of steppe and semi-desert landscapes; and fleas of semi-desert landscapes.